Bonn.
zool. Beitr.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. H. Schneider
Arbeitsgruppe Verhaltensforschung
Leitung: Doz. Dr. H.-M. Zippelius)

Ethologische Untersuchungen an einigen europäischen Eidechsen

Von

BERNHARD VERBEEK, Bonn

Inhalt

Seite

Einleitung 122
Material und Methoden 123
Beschreibung des Verhaltens 125
  Agonistisches Verhalten 125
  Paarungsverhalten 127
  Sozialverhalten und Ökologie 130
Analyse des Verhaltens 134
  Methodik zur Analyse 134
  Imponieren 136
  Beschwichtigen 141
  Paarungsverhalten 144
  Paarungsnachspiel 146
Diskussion 147
Zusammenfassung 148
Summary 149
Literatur 150

Einleitung

Bereits Whitman (1898, zit. nach Lorenz 1939) wies darauf hin, daß sowohl Organe als auch Instinkte unter dem Gesichtspunkt phyletischer Abstammung zu erforschen seien. Die Instinkthandlung erwies sich dabei sogar als ein Merkmal besonderer phylogenetischer Konstanz (Lorenz 1939). Wenn auch letzteres heute nicht mehr unbestritten ist (Wickler 1967), so wird doch allgemein anerkannt, daß Verhaltensweisen ebenso von Mutation und Selektion geformt werden wie morphologische Merkmale. In diesem Zusammenhang kann die Bearbeitung von Reptilien — einer Tierklasse, aus der sich sowohl die Vögel als auch die Säuger herleiten — allgemeines Interesse gewinnen. Die vorliegende Arbeit soll dazu einen kleinen Beitrag liefern, wobei sie sich bewußt auf den Vergleich der Verhaltensweisen von *Lacerta*-Arten beschränkt.

Abgesehen von einzelnen Publikationen älteren Datums, die gegebenenfalls an entsprechender Stelle berücksichtigt werden, liefert Kramer (1937) erstmals eine genauere Bearbeitung des Sozialverhaltens der „Grünen Mauereidechsen" *L. melisel-*

lensis und *L. sicula*. Kitzler (1941) befaßt sich mit dem Paarungs- und Sozialverhalten von Zaun- und Smaragdeidechsen (*L. agilis* und *L. viridis*), sowie dem von *L. strigata maior*. Diese Autorin stellt bei einigen Verhaltensweisen bereits Betrachtungen über deren stammesgeschichtliche Herleitung an. Eine jüngere Untersuchung stammt von H. Weber (1957); darin werden *L. viridis, L. lepida* und *L. muralis* ethologisch behandelt, letztere Art auch im Freiland.

In der hier vorliegenden Arbeit sei eine umfassende Analyse der Ausdrucksbewegungen von *Lacerta sicula, L. melisellensis, L. hispanica* und *L. vivipara* versucht. Im einzelnen werden analysiert:

1. die stammesgeschichtlichen Wurzeln dieser Ausdrucksbewegungen,
2. ihre Motivation,
3. ihre Beziehungen zur Ökologie der jeweiligen Arten.

Mein Dank gilt allen, die zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen haben.

Namentlich genannt seien Frau Dr. Zippelius, die die Anregung zu dieser Arbeit gab, sowie Professor Danneel und sein Nachfolger Professor Schneider, die mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellten. Die hilfsbereite Mitarbeit von Dr. Buschinger aus dem Institut für Angewandte Zoologie ermöglichte die Markierung von Eidechsen mit Radioisotopen. Für anregende Diskussionen und Ratschläge danke ich auch Dr. Gruber (Museum und Forschungsinstitut Alexander Koenig) und meinen Kondoktoranden Mitze und Mücke.

Das Staatliche Forstamt Kottenforst gestattete mir großzügig das Arbeiten in einem eingezäunten Gelände.

Während der Untersuchungen in Jugoslawien, bei denen mich das Ehepaar Drüwa begleitete, zeigte sich das Biologische Institut in Rovinj (Istrien) behilflich.

Dem Land NRW schließlich verdanke ich ein Promotionsstipendium und damit die Möglichkeit des kontinuierlichen Arbeitens an der Dissertation.

Material und Methoden

Die Eidechsen wurden im Labor in Glasterrarien gehalten, deren Länge 50 bis 100 cm und deren Breite 25 bis 40 cm betrug. Zur Abdeckung diente Fliegendraht. Auf dem Boden lagen einige Zentimeter Sand, dem zur Deckung des Kalkhaushaltes Muschelgranulat beigemischt war; die Eidechsen nehmen dieses als Magensteine auf. Alle Behälter enthielten Unterschlupfmöglichkeiten in Form von Steinen, manche einen kleinen Grasbüschel. Gelegentlich — besonders häufig bei *L. vivipara* — wurde das Terrarium benetzt. *L. vivipara* gedieh recht gut, nachdem das auf einem besonnten Fensterplatz stehende Terrarium ständig mit einem feinen Preßluftstrahl durchlüftet wurde. Jedes Terrarium enthielt mindestens eine 5 bis 8 cm über dem Boden hängende 40-Watt-Glühbirne als Licht- und Wärmequelle, die täglich 13 Stunden brannte.

Alle Eidechsen bekamen als Hauptfutter Mehlwürmer, die zuvor mit frischen Pflanzen gefüttert worden waren, selten andere Kleintiere. Die Jungtiere wurden zu einem erheblichen Teil mit *Drosophila* aufgezogen. Von Zeit zu Zeit wurden die angebotenen Futtertiere mit einem Multi-

vitaminpräparat beträufelt. Als Ersatz für die fehlende Sonne bot ich gelegentlich UV-Bestrahlung mit einer handelsüblichen Höhensonne. Über die Notwendigkeit dieser Maßnahme bestehen allerdings Zweifel; einige Eidechsen halte ich seit Jahren bei vitaminreicher Kost ohne UV-Licht.

Da die Tiere unmittelbar nach dem Umsetzen in ein anderes Terrarium meist sehr verschreckt sind, wurden die für etliche Versuche vorher isolierten Tiere durch Entfernen eines Trennschiebers zusammengeführt, was in der Regel ohne Beunruhigung der Tiere möglich war. Es standen je nach Bedarf durchsichtige Glas- oder undurchsichtige Kunststoffschieber zur Verfügung.

Bei Freilandbeobachtungen habe ich die Eidechsen mit Farbpunkten individuell gekennzeichnet, um eine schnelle und sichere Identifizierung zu gewährleisten. Eine lückenlose Überwachung einzelner Tiere war dennoch nicht möglich.

Entscheidend weiter führte hier die in Zusammenarbeit mit A. Buschinger eingesetzte Radioisotopenmarkierung. Einzelheiten und Literatur findet man zu diesem Verfahren bei Buschinger und Verbeek 1970. Abweichend zu dem dort beschriebenen Gerät stand in der letzten Saison (1970) ein sehr viel empfindlicherer Szintillationsdetektor zur Verfügung (Berthold Ratemeter-Scaler LB 1821 mit der Sonde SZ 25/25 D), der die mit Tantal-182 (ca. 100 μC) markierte Eidechse aus fast 4 m Entfernung durch einen deutlichen Anstieg der Zählrate anzeigte. Die Strahlungsquelle, die der Eidechse unter die Rückenhaut gepflanzt wurde, war in Platin eingeschlossen und maß 2,5 mm in der Länge und 0,8 mm im Durchmesser. Die Bergeidechsen wurden durch das implantierte Ta überhaupt nicht und durch das Aufspüren mit der auf einen Stab montierten Sonde wegen ihrer geringen Fluchtdistanz nur selten gestört. Da der Beobachter sich nach jeder Ortung zurückzog, wurden der Eidechse stets alle Richtungen wieder freigegeben. Die schriftlichen Aufzeichnungen wurden durch Fotos ergänzt. In beschränktem Umfang konnten auch Filmaufnahmen zur Bewegungsanalyse herangezogen werden.

Das Material von *Lacerta vivipara* stammte ausschließlich aus der Umgebung von Bonn.

Die Exemplare von *L. sicula* kamen aus Istrien (Jugoslawien), meist von kleinen Inseln.

Leider war die Herkunft der einzelnen Tiere nicht in allen Fällen bekannt. Die auf der Insel Trumbuja gefangenen Tiere zeigten im Verhalten quantitative Unterschiede zu den aus der Gegend von Rovinj stammenden Eidechsen. Es ist zu vermuten, daß bei gründlicher Überprüfung aller Subspecies einer Mauereidechsenart ähnliche Verhaltensunterschiede aufzufinden wären, wie sie Ferguson (1970) bei *Uta stansburiana* fand.

Mertens (1946) weist auf auffällige Unterschiede bezüglich der Aggressivität bei verschiedenen Populationen der Art *L. muralis* hin.

Die wenigen Exemplare (5), die mir von *L. melisellensis* zur Verfügung standen, waren — ebenso wie die Versuchstiere Kramers — in der Gegend von Rovinj (Istrien) gefangen worden.

Das Material von *L. hispanica,* einer nahen Verwandten von *L. muralis,* stammte aus einem Pyrenäenausläufer bei Banyuls (Frankreich)[1]).

Beschreibung des Verhaltens

Agonistisches Verhalten

Wenn ein Männchen der hier untersuchten Mauereidechsen[2]) einem anderen begegnet, kann es

1. imponieren. Dieser Ausdrucksbewegung folgt sehr oft ein tätlicher Angriff.
2. beschwichtigen. Dieser Bewegung folgt gewöhnlich rasche Flucht. In den meisten Fällen flieht ein inferiores Männchen, sobald es ein überlegenes sieht, also ohne vorher die Beschwichtigungsreaktion gezeigt zu haben.

Beide Verhaltensweisen — Imponieren und Beschwichtigen — werden im folgenden kurz beschrieben, wobei aufschlußreiche Sonderfälle zunächst unberücksichtigt bleiben, da sie erst in der Analyse (S. 134) an entsprechender Stelle behandelt werden sollen.

Imponieren

Das Imponieren sieht bei den verschiedenen Lacerta-Arten ähnlich aus. Ich möchte hier die sehr plastische Schilderung von Kramer (1937), die sich auf *L. melisellensis* bezieht, übernehmen: „ Die imponierende Eidechse richtet sich auf den steil gestellten Vorderbeinen auf, neigt die Schnauze zu Boden,

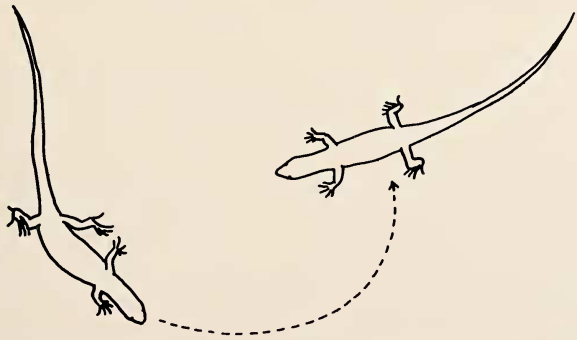


Abb. 1. Die imponierende Grüne Mauereidechse (*L. sicula*) zeigt dem Animponierten die Breitseite und schreitet im Bogen auf diesen zu.

---

[1]) Herrn Dr. Knoepffler, der diese Art erstmalig für Frankreich meldet (Evrard et Knoepffler, im Druck), danke ich für die Bestimmung.

[2]) Mit Mauereidechsen werden hier und im folgenden, ohne damit viel über die feinsystematische Stellung aussagen zu wollen, *L. hispanica* und die „grünen Mauereidechsen" *L. sicula* und *L. melisellensis* der systematisch abweichenden Bergeidechse *L. vivipara* gegenübergestellt.

so daß die Haltung eines beigezäumten Pferdes entsteht, bläht die Kehle auf und flacht den ganzen Rumpf, besonders im Brustabschnitt, seitlich ab, so daß der Querschnitt schmal und hoch, die Seitenansicht breit wird. In dieser Haltung wird im ausgeprägten Fall langsam, etwas ruckweise auf den Gegner bzw. den Partner zugeschritten. Dies geschieht nicht auf kürzestem Wege, sondern in gekrümmter Bahn, wobei der Imponierende etwa auf die Flanke des Angegangenen trifft, falls dieser am Ort geblieben ist. Beim Schreiten wird die Körperachse nicht in Fortbewegungsrichtung gehalten, sondern sie weicht kopfseits etwas nach außen ab. Diese Art der Annäherung bewirkt, daß dem Angegangenen die Breitseite gezeigt wird." Kramers Beschreibung gilt in gleicher Weise auch für *L. sicula*. Die Orientierung zum Partner ist in Abb. 1 skizziert (vgl. auch Abb. 3 a, e, k). Junge, aber fast ausgewachsene und begattungsbereite *L.-hispanica*-Männchen ließen die Breitseitsorientierung stets vermissen; ältere zeigen sie manchmal sehr ausgeprägt. Bei *L. vivipara* sah ich die Breitseitsstellung noch nie in eindeutiger Form. *L. melisellensis* neigt noch stärker als *L. sicula* (vgl. Abb. 6 Mitte rechts) dazu, die Körpermitte sehr hoch zu wölben. Bei *L. agilis* (Leydig 1872) und bei *L. viridis* (Weber 1957) kann dieses Rückenwölben in besonderen Situationen bis zum „Katzenbuckel" gesteigert werden. Auch *L. vivipara* wölbt oft den Rücken hoch; insgesamt ist hier aber die Imponierhaltung durch die schwache Kehlwölbung und das weniger scharfe Abwinkeln des Kopfes lange nicht so ausdrucksvoll wie bei den anderen genannten Eidechsen.

Beschwichtigen

Kam das Imponieren vorwiegend den Männchen zu, so wird das Beschwichtigen gewöhnlich von Weibchen gezeigt.

Zum Beschwichtigen dienen drei Bewegungselemente, die bei den einzelnen Arten einen sehr verschiedenen Anteil im Gesamtausdruck einnehmen; sie können gleichzeitig oder auch einzeln auftreten: Kopfnicken, Treteln und Schwanzzittern.

Kramer, der den Ausdruck „Treteln" geprägt hat, beschreibt das Beschwichtigen der grünen Mauereidechsen wie folgt: „Die tretelnde Eidechse richtet ihren Kopf wie eine Kompaßnadel auf die herannahende und bewegt ihn schnell ruckweise auf und ab[3]). Gleichzeitig schlagen die Vordergliedmaßen in schnellem Takt auf den Boden."

Hinzu kommt bei allen Arten ein Schwanzzittern rascher Frequenz. Besonders bei Männchen tritt statt dessen oft eine wellenförmige Schwanzbewegung auf. Bisweilen ist auch nur ein Zucken zu registrieren.

Das rasche Nicken ist bei *L. sicula* der wichtigste Anteil der Beschwichtigungsgebärde; das Treteln fällt hier sehr oft weg. Ähnlich verhält sich

---

[3]) Nach meinen Beobachtungen tritt zu der vertikalen Kopfbewegung auch noch eine horizontale (Abb. 2).

L. melisellensis, wohingegen *L. hispanica* eher das Kopfnicken ausfallen läßt als das Treteln. Bei *L. vivipara* ist schließlich das Treteln bei weitem die wichtigste Komponente des Beschwichtigens.

Wie beim Imponieren, so nehmen auch beim Beschwichtigen die grünen Mauereidechsen eine bestimmte Orientierung zum Partner ein: sie richten den Kopf gewöhnlich auf ihn. Die beiden anderen Arten lassen eine solche Ausrichtung meist vermissen.

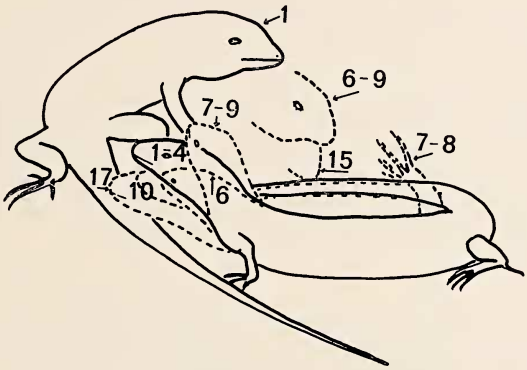


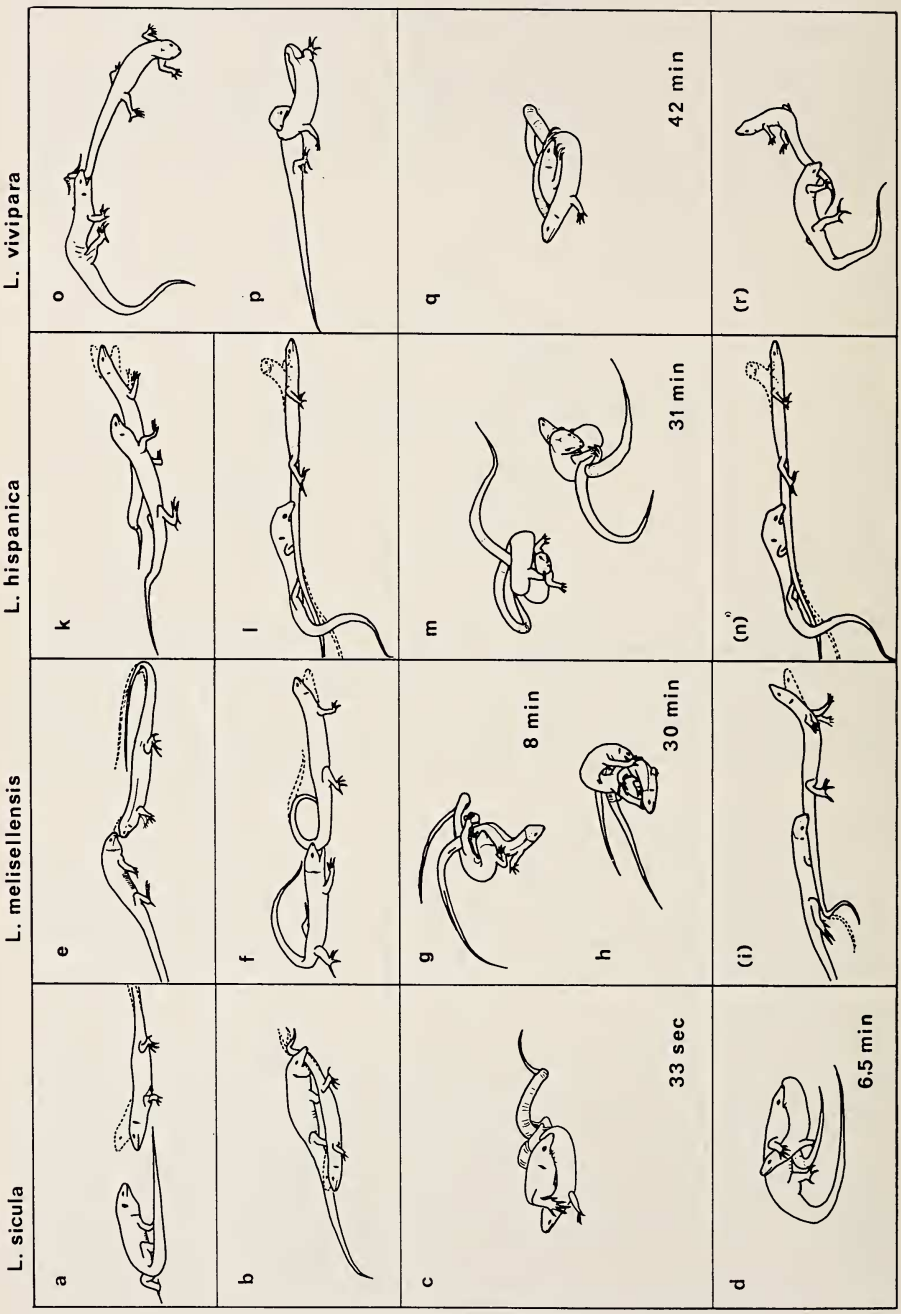
Abb. 2. Kopfnicken und Abwehrbewegungen eines nicht sehr paarungsbereiten *L.-sicula*-Weibchens (vorn im Bild) nach einer Filmaufzeichnung (24 Bilder/sec.). Die Zahlen bezeichnen die laufenden Bildnummern. Aus Gründen der Überschaubarkeit sind beim Männchen (hinten im Bild) die Bilder 2 bis 5, 10 bis 14 sowie 16 und 17 ausgelassen. Beim Weibchen fehlen die Bilder 5 und 11 bis 16. Diese müßten jeweils kontinuierlich zwischen dem vorausgehenden und dem anschließenden Bild eingezeichnet sein, bzw. sich an die letztangeführte Nr. anschließen.

Paarungsverhalten

Das Imponier- und Beschwichtigungsverhalten spielt bei der Paarung der meisten Eidechsen eine erhebliche Rolle. Der Begattung der hier behandelten Mauereidechsen geht ein Vorspiel voraus, das jene beiden Verhaltensweisen als Elemente enthält.

Lacerta sicula

Das Männchen schreitet breitseits imponierend meist im Bogen auf das Weibchen zu (Abb. 1). Dieses beantwortet die Annäherung mit eifrigem Kopfnicken, wobei der Kopf gewöhnlich auf den des Partners gerichtet ist (Abb. 3 a). Manchmal tretelt es zusätzlich und zittert mit dem Schwanz. Das Männchen, das sich inzwischen dem Schwanz des Weibchens genähert hat, ergreift diesen (häufig zunächst nur symbolisch, d. h. es öffnet zwar das Maul, packt aber gar nicht zu). Jetzt zeigt das Weibchen in der Regel Schwanzzittern (Abb. 3 b). An dieser Stelle reißt die Handlungskette sehr oft ab, kann sich aber gleich darauf wiederholen. Wird sie weitergeführt, so rutscht das Männchen mit seinem Kiefergriff ruckweise in Richtung Schwanzwurzel, bis es, was manchmal eine gewisse Schwierigkeit darstellt, über die Hinterbeine hinweggreifen und den bei Lacerten üblichen Flankenbiß anbringen kann. Das Weibchen nickt währenddessen mit dem Kopf und wendet ihn dabei oft


L. sicula
L. melisellensis
L. hispanica
L. vivipara
a
b
c
d
e
f
g
h
(i)
k
l
m
(n)
o
p
q
(r)
33 sec
6.5 min
8 min
30 min
31 min
42 min

dem Männchen zu. Wenn es nicht paarungswillig ist, beißt es das Männchen ab. Zwischen Nicken und Beißen gibt es alle Übergangsstufen: z. B. das Weibchen trommelt mit der Schnauze gegen den Hals des Männchens, ohne aber zu beißen. Mit dem zum Männchen gewandten Hinterbein wehrt ein wenig paarungsbereites Weibchen dieses zusätzlich ab (Abb. 2). Hat nun das Männchen den Flankenbiß erreicht, so kommt es unverzüglich zur Kopula: Es schiebt seine Kloake unter die des Weibchens, das die Schwanzwurzel angehoben hat, und greift dabei mit der dem Weibchen zugewandten Hinterextremität über dessen Rücken (Abb. 3 c). Die Kopula dauerte in 14 mit genauen Zeitangaben protokollierten Fällen 23 bis 55 sec. (Mittel 33).

Nach der Begattung geht das Paar gewöhnlich noch nicht auseinander (in 14 von 18 beobachteten Fällen), sondern das Männchen hält das Weibchen noch eine Weile im Flankengriff fest (Abb. 3 d), und zwar bei den aus der Umgebung von Rovinj stammenden Eidechsen 4 bis 9 min. (Mittel 6,5; n = 7) und bei den auf Trumbuja gefangenen Tieren 10 bis 22 min. (Mittel 15,5; n = 5). In Anbetracht des erheblichen Unterschiedes in der Dauer des Paarungsnachspiels erscheint es trotz der geringen Zahl von Beobachtungen angebracht, die von Trumbuja stammenden Eidechsen gesondert anzuführen. Manchmal trägt das Männchen während des Nachspiels das völlig passive Weibchen durch das Revier. Schließlich läßt es das Weibchen los, das sich dann gewöhnlich ohne Hast entfernt. Bisweilen löst das Männchen den Flankengriff auf Zappeln des Weibchens hin. Bei einigen Paarungen, die ohne Nachspiel endeten, sind Störungen als Ursache für den Wegfall wahrscheinlich.

Lacerta melisellensis

Ganz entsprechend beginnt auch bei *L. melisellensis* die Paarung mit Imponieren des Männchens und Beschwichtigen durch das Weibchen (Abb. 3 e). Das Männchen kann dann das Weibchen in aggressiv anmutender Weise in Kopf oder Nacken beißen. Meistens aber greift das Männchen zunächst den zitternden bis schlängelnden Schwanz des Weibchens (Abb. 3 f); hier reißt — wie bei *L. sicula* — die Handlungskette oft ab. Wenn es zur Paarung kommt, lagert das Männchen seinen Kiefergriff nach vorn, bis es die Flanke erreicht hat, biegt sein Rumpfende unter das des Weibchens und führt soweit genau wie *L. sicula* die Begattung aus (Abb. 3 g). Die so eingenommene Stellung dauert hier aber erheblich länger (7 bis 9 min.). Dann stemmt sich das Männchen in der in Abb. 3 h wiedergegebenen Weise hoch, eine Position, die bis zu 33 Minuten eingehalten wurde. Nachdem die Genitalverbindung gelöst ist, läßt das Männchen die Flanke des Weibchens sofort los. Es kommt vor, daß es das Weibchen anschließend verfolgt und z. B. am Schwanz festhält (Abb. 3 i). Leider stand mir zur Paarungszeit nur ein Männchen dieser Art zur Verfügung; es verhielt sich während der 3 beobachteten Paarungen mit verschiedenen Weibchen stets in der beschriebenen Weise.

Ob Figur h, die in der Literatur m. W. nirgends erwähnt ist, für *L. melisellensis* die Regel ist, muß vorläufig offenbleiben[4]). Kramer gibt als Paarungsdauer wenige Minuten bis 1/4 h an, was mit dem Verhalten der von mir beobachteten Tiere nicht übereinstimmt.

---

[4]) Bei *L. viridis* konnte ich einmal die gleiche Haltung beobachten, als das Weibchen sehr unruhig wurde.

Abb. 3. Synoptische Darstellung des Paarungsverlaufs bei den einzelnen hier untersuchten *Lacerta*-Arten. Das Männchen ist in der oberen Bildreihe stets links. Die Zeitangaben sind Mittelwerte aus meinen Beobachtungen. Die Figurenbezeichnung von Handlungen, die leicht ausfallen können, sind in ( ) gesetzt. Für das Paarungsnachspiel von *L. hispanica* (Fig. (n)) wurde Fig. 1 zugrunde gelegt, da kein entsprechendes fotografisches Dokument vorlag; das Nachspiel ist aber von diesem Stadium des Vorspiels nicht zu unterscheiden. Alle anderen Figuren sind nach Fotos oder Filmbildern aus entsprechenden Situationen gezeichnet. Die Figuren o und p sind als Alternativen aufzufassen.

Lacerta hispanica

Bei *L. hispanica* war eine deutliche Breitseitsorientierung des Männchens vor dem Weibchen als Paarungseinleitung nicht festzustellen. Die Paarung beginnt auch bei dieser Art allgemein mit Imponieren des Männchens (Abb. 3 k) und anschließendem Schwanzbiß (Abb. 3 l). Das Weibchen kann beschwichtigen, unterläßt dies aber nach den vorliegenden Beobachtungen auf dem Höhepunkt der Paarungsbereitschaft. Bekommt nun das Männchen in der schon bei den grünen Mauereidechsen beschriebenen Weise das Weibchen in der Flanke zu fassen, beginnt die Kopula (Abb. 3 m) (Dauer 5,5 bis 59 min.; Mittel 31 min.; n = 9. 2 weitere Fälle, in denen die Paarung wahrscheinlich durch äußere Umstände abgebrochen wurde, sind bei den Zeitangaben nicht berücksichtigt). In einem Falle lag zwischen zwei Paarungen ein Zeitraum von nur 3 min. Normalerweise wehrt das Weibchen unmittelbar nach einer Paarung weitere Begattungsversuche (Abb. 3 n) mit Erfolg ab.

Ein Vergleich mit der bezüglich des Paarungsverhaltens bereits untersuchten *L. muralis* könnte von taxonomischem Interesse sein. Allerdings müßte für endgültige Aussagen noch mehr Individuen verschiedenster Populationen geprüft werden. Weber (1957), der L. muralis aus dem Tessin bearbeitet hat, gibt als Paarungsdauer 30 sec. (!) an. Sehr auffällig ist bei *L. hispanica,* daß sich das kopulierende Männchen mit den Vorderbeinen meist krampfartig festklammert (Abb. 3 m), was mir von keiner anderen Art bekannt ist. Weber weist bei *L. muralis* ausdrücklich darauf hin, daß die Männchen dieser Art „nicht mit einem Vorderbein über den Rücken des Weibchens" greifen.

Lacerta vivipara

Bei *L. vivipara* packt das Männchen ohne nennenswerte Imponierhaltung das Weibchen sogleich am Kopf (Abb. 3 p) oder einer anderen, offenbar beliebigen Körperstelle, z. B. am Bein, gleitet ruckweise mit seinem Kiefergriff am Körper des Weibchens weiter, bis es die Flanke zu fassen bekommt und in der für Lacerten üblichen Weise die Begattung ausführen kann (Abb. 3 q). Statt des Kopf- oder Nackenbisses kann auch ein Schwanzbiß vorausgehen; in diesem Fall zeigt sich die ursprüngliche Funktion dieser Verhaltensweise ganz deutlich, denn das Männchen hält das flüchtende Weibchen tatsächlich energisch zurück und wird unter Umständen von diesem hinterhergezogen (Abb. 3 o), ganz anders als etwa bei *L. sicula,* wo das brünstige Weibchen überhaupt nicht ernsthaft zu fliehen versucht, das Männchen es aber trotzdem am Schwanz packt. Für *L. agilis* beschreibt Kitzler, daß ein Männchen sein Weibchen, wenn dieses die Scheinflucht nicht mehr zeigt an der Schwanzwurzel weiter s c h i e b t. Dasselbe tat es sogar mit einem hinzugesetzten toten Weibchen. Ein paarungsunwilliges *vivipara*-Weibchen beißt heftig, wenn es vom Männchen gepackt ist; unter Umständen verbeißt es sich während der ganzen Paarung. Als Kopulationsdauer gibt Mortensen (1887) für *L. vivipara* 35 min. an, eine Zeit, die sich mit der kürzesten von mir beobachteten deckt, die längste von leider nur 3 vollständig beobachteten Paarungen dauerte 53 min. Nach der Paarung kann es vorkommen, daß das Männchen das Weibchen noch heftig verfolgt (Abb. 3 r). Leider pflegen diese Eidechsen sich bei der Paarung im Freiland versteckt zu halten. (Ein mit dem γ-Strahler Tantal-182 markiertes Weibchen wurde während eines Versuches zum Ortsverhalten 3mal unbemerkt begattet, wie sich an den Begattungsmalen[5]) nach dem Einfangen unschwer feststellen ließ.)

S o z i a l v e r h a l t e n u n d Ö k o l o g i e

L. sicula

Diese Art beobachtete ich auf einer kleinen, baumlosen Insel mit niedriger Vegetation (Trumbuja, Südspitze Istriens) während der zweiten Maihälfte 1970. Stellenweise betrug die Populationsdichte 0,8/m²; die Durch-

[5]) Die Unterkiefer der Männchen drücken sich für längere Zeit sichtbar auf dem Bauch der Weibchen ab (Mortensen 1887).

schnittsbesiedlung dürfte etwa halb so dicht gewesen sein. Ein Wiedererkennen einzelner Tiere war durch Markierung mit Farbtupfern möglich; es wurden 31 Exemplare auf diese Weise individuell gekennzeichnet. Die Eidechsen erwiesen sich als territorial; im allgemeinen entfernten sie sich nicht weiter als 3 m von ihrem Revierzentrum, in einem Einzelfall bis zu 10 m. In den Mittagsstunden war die Überwachung schwer, da die Tiere dann die Sonne meiden und ein ungeschütztes Feld so rasch überqueren, daß die Markierung nicht erkennbar ist. Das Meiden der sehr heißen Mittagssonne ist eine wohl bei allen Eidechsen verbreitete Erscheinung.

Bei einem Geschlechterverhältnis von etwa 1 : 1 stehen dem einzelnen Männchen stellenweise theoretisch nur 2,5 m^2 zur Verfügung; jedoch ist der Aktionsraum größer, da dauernd Revierverletzungen stattfinden. Bei einer Begegnung weicht einer der Partner ohne Widerstand und wird, wenn überhaupt, nur ein kurzes Stück verfolgt.

In der ganzen Untersuchungszeit konnte ich nur einen einzigen Kampf beobachten. Die Kämpfer tauschten, Imponierpausen einlegend, Bisse aus und zogen sich nach wenigen Minuten im Stelzgang auf ihr jeweiliges Territorium zurück. Im engen Terrarium hätte — unabhängig von der Zahl der Käfiginsassen — bei solch gleicher Kräfteverteilung erfahrungsgemäß ein heftiger und langer Kampf stattgefunden.

Weibchen werden von den Männchen angebalzt, was keineswegs immer zu einer Paarung führt. Ihren Geschlechtsgenossinnen gegenüber verhalten sich die Weibchen wie die Männchen untereinander, jedoch sind die Reaktionen von geringerer Heftigkeit. Am späten Nachmittag liegen oft Paare, die gemeinsam ein Revier bewohnen, nebeneinander in der Sonne. Das kann zum Teil auf den günstigen Sonnplatz zurückgeführt werden.

Die Bindung der Eidechsen an ihr Revier war auf der dicht bevölkerten Insel recht stark. Von 5 Tieren, die um 60 bis 70 m deportiert worden waren, fanden 3, zum Teil erst nach Tagen, wieder zum Fangplatz zurück. Eines dieser Tiere war, wie ein Wiederfund bewies, zunächst 70 m in fast genau falscher Richtung gelaufen, fand sich nach Stunden am Aussetzungsort wieder und nach zwei Tagen im Heimatrevier. Bei solchen Umsetzungen scheint kein besonderer Heimfindemechanismus maßgebend zu sein.

In eingespielten Terrariumsgesellschaften sind — wie im Freiland — die Rangverhältnisse normalerweise geklärkt; die Eidechsen erkennen sich individuell. Bei einer Begegnung imponiert das eine Männchen, das andere flieht sofort oder beschwichtigt zuerst. Überlagerungen von Imponieren und Beschwichtigen kommen in seltenen Fällen vor, d. h. das Männchen beschwichtigt durch rasches Kopfnicken und waagerecht oder aufwärts gerichtete Schnauzenspitze, wölbt aber gleichzeitig die Kehle (Abb. 6 oben links). Normalerweise aber jagt das überlegene Männchen das unterlegene, beißt es in eine beliebige Körperstelle und schüttelt den Gegner derb, wie ein Beutetier. Dieser wehrt sich nur noch, wenn er ge-

bissen wird. Obgleich die Schwänze in solchen Fällen beliebteste Angriffsziele sind, brechen sie dabei selten. Kitzler (1941) betont, daß bei *L. agilis* in entsprechenden Fällen der Verfolger nie in den Schwanz des Verfolgten beißt.

Ein Männchen (α) patroulliert sehr oft in merkwürdigem Stelzgang durch das Terrarium, alle Geschlechtsgenossen verjagend. Kämpfe sind hier ebenso wie im Freiland selten, lassen sich aber durch vorübergehende Entfernung von α aus der Eidechsengesellschaft beim Wiedereinsetzen auslösen. Während seiner mehrtägigen Abwesenheit ist ein anderes Männchen an seine Stelle getreten und gibt diese meist nicht kampflos auf.

Nach dem ersten größeren, übrigens nicht durch experimentellen Eingriff provozierten Kampf, den ich im Frühjahr 1969 beobachten konnte, verfolgte der Sieger noch Tage später seinen Gegner besonders heftig, während er andere Männchen deutlich weniger feindlich behandelte und zunächst einzelne sogar duldete. Bei *L. melisellensis* flüchten nach Kramer alle dem „Tyrannen" untergeordneten Männchen auch voreinander. Bei *L. sicula* kann man jedoch bei einem relativ friedlichen α-Tier eine Rangordnung unter den inferioren Männchen beobachten. Diese Form der Gemeinschaft ist nicht starr fixiert; tritt nämlich an die Stelle des milden „Tyrannen" ein neuer, unduldsamerer (was in einem Falle ohne mein Zutun nach mehrfachen Kämpfen geschah), so finden wir dieselben Verhältnisse vor, wie sie Kramer für *L. melisellensis* beschreibt: Alle untergeordneten Männchen flüchten voreinander. Kämpfe, die ohne Zutun des Experimentators in geschlossenen Gesellschaften ausbrechen, sind, im Gegensatz zur Paarung, nicht an bestimmte Jahreszeiten gebunden. Solche Kämpfe sind mitunter außerordentlich heftig und anhaltend (z. B. 55 min.). Anschließend haben die Kämpfer meist leichte Verletzungen; tödliche Verletzungen sind bei den istrischen *L. sicula* selten und dürften überhaupt nur in Gefangenschaft vorkommen, wenn das unterlegene Tier sich nicht mehr wehrt, aber auch nicht ausweichen kann. Die Anwesenheit von Weibchen ist für Männchenkämpfe — wenn überhaupt — nur von geringer Bedeutung.

Ein Kampf wird auch im Terrarium durch das schon beschriebene Imponieren von beiden Partnern eingeleitet. Dann folgen sehr rasch Bisse, vorwiegend in Kopf und Nackengegend, vielleicht deshalb, weil die Kämpfer jeweils diese Körperabschnitte präsentieren.

Ist es einem Tier gelungen, den Gegner zu packen, so läßt er ihn meist mehrere Minuten lang nicht los und versucht ihn zu schütteln. Das Beißen scheint die Tiere mehr anzustrengen als das Gebissenwerden; da der Beißer ausruhen muß, kommt es folglich manchmal zu einem regelmäßigen Rollenwechsel. Über den Weg des durch zeitweilige Erschöpfung erzwungenen Rollenwechsels kann man sich leicht die Entwicklung echter Kommentkämpfe vorstellen, wie sie nach Kitzler bei *L. agilis* und *L. viridis* stattfinden. Hier wartet das Männchen, das zuletzt gebissen hat, in Imponierhaltung den Biß des Gegners ab. Bei den grünen Mauereidechsen sind, im Gegensatz zu den von Kitzler behandelten Arten, die Beschwichtigungsgebärden vor einem gleichgeschlechtlichen Artgenossen fast wirkungslos. Das gleiche berichtet Weber von *L. muralis,* etwas besser ist die beschwichtigende *L. hispanica* geschützt.

Das Imponier- und Kampfverhalten der weiblichen *L. sicula* gleicht auch bei den gekäfigten Tieren qualitativ dem der Männchen, jedoch ist die

Intensität allgemein geringer. Männchen mischen sich nicht in die Rangkämpfe von Weibchen ein. Besonders starke und aggressive Weibchen kämpfen auch mit Männchen, und zwar zu allen Jahreszeiten. Solche Weibchen werden von unterlegenen Männchen nicht begattet, können überlegenen Männchen gegenüber aber durchaus paarungswillig sein. Weibchen, die Männchen attackieren, konnte Kramer bei seinen grünen Mauereidechsen nicht beobachten, wohl aber Mertens (1922, zitiert nach Kramer 1937) bei *L. lilfordi*.

L. vivipara

An den allerersten wärmeren Sonnentagen im Jahr (meist März) können im Freiland zwei Männchen dieser Art durchaus friedlich beieinander liegen. Jedoch kommt bei anhaltend warmem Wetter sehr bald Aggressionsstimmung auf, die sich in kurzen Angriffen entlädt. Bei guter Kenntnis der einzelnen Tiere kann man vorhersagen, welches nach einer Begegnung fliehen, nicht aber, welches angreifen wird. Oft flieht eine Eidechse nach einem kurzen Angriff (Biß oder Stoß), bevor der Angegriffene Zeit gehabt hat, zu erwidern. Einen anhaltenden Kampf habe ich bei dieser Art im Freiland nie beobachten können, vermute aber, daß solche Kämpfe doch vorkommen; vorgefundene leichte Nackenverletzungen machen das wahrscheinlich. Im Sommer und Herbst werden die Männchen wieder verträglicher und man kann auch wieder gemeinsames Sonnen beobachten.

Im Terrarium zeigt eine eingewöhnte Gesellschaft von adulten Tieren so gut wie überhaupt kein agonistisches Verhalten. Man kann aber durch Reizschwellenerniedrigung mittels Isolierung auch im Terrarium unter Männchen feindliche Reaktionen auslösen, selten sogar erbitterte Kämpfe. Es sind reine Beschädigungskämpfe; daß es dabei nicht zu nennenswerten Verletzungen kommt, liegt an der physischen Harmlosigkeit dieser Tiere.

Die folgenden Angaben, vorwiegend das Ortsverhalten im Freiland betreffend, stützen sich auf je 13 Versuchstage mit isotopenmarkierten Männchen und Weibchen, 3 Versuchstage mit einem ebenso markierten Jungtier sowie sehr viel zahlreichere Beobachtungen an individuell mit Farbe markierten *L. vivipara* aller Altersstufen. Die letzteren Beobachtungen sind naturgemäß lückenhaft, fügen sich aber widerspruchsfrei in das bei den Isotopenversuchen gewonnene Bild ein.

Bei warmem Wetter unternehmen die Männchen von *L. vivipara* ausgedehnte Tageswanderungen. Die Tiere entfernen sich während der Versuche bis 50 m vom Ausgangspunkt. Daß man an solchen heißen Tagen nur selten Bergeidechsen zu sehen bekommt, hat seinen Grund darin, daß sie die Sonne meiden und sich im dichten Unterwuchs fortbewegen; die vorzügliche Tarnfärbung macht sie fast unauffindbar. Bei aller Wanderfreudigkeit ist *L. vivipara* erstaunlich ortstreu: Der Wohnplatz wird abends gewöhnlich wieder aufgesucht. Vorübergehend benutzt eine solche Eidechse aber auch andere Wohnplätze. Stellen, die gegen Abend noch warm sind und guten Unterschlupf bieten, werden bevorzugt. Hier können auf wenigen qm mehrere Eidechsen beisammen „wohnen". Paare benutzen manchmal dieselbe Höhle. *L. vivipara* ist — wie übrigens auch andere Arten — nicht an einen

bestimmten Typ von Schlafplatz gebunden. Ich konnte Steinspalten, Erdlöcher, Grasbülten, in einer warmen Nacht sogar die Astgabel eines niedrigen Strauches als Schlafplatz feststellen; am meisten wurden Spalten in totem Holz oder zwischen Holz und Rinde gewählt.

Unmittelbare Begegnung zweier Männchen, die im Gegensatz zu *L. sicula* und *L. muralis* (Weber 1957) nicht aktiv gesucht, sondern eher gemieden wird, endet zu den meisten Jahreszeiten mit einem Angriff und der Flucht eines der Gegner. Der Aktionsraum einer Bergeidechse überspannt in der Regel die Wohnplätze mehrerer anderer.

Die Weibchen unternehmen ähnliche, aber allgemein nicht so ausgedehnte Wanderungen. Nur wenige Meter entfernen sich die Jungtiere von ihren Wohnplätzen. Wie die Bergeidechsen dorthin zurückfinden, ist noch unklar; das Wiederauffinden bestimmter Stellen ohne Benutzung besonderer Vermessungsmarken fiel auf der einförmigen hoch verkrauteten Waldlichtung zumindest dem menschlichen Beobachter schwer. Sonnenkompaßorientierung, die für *L. viridis* nachgewiesen wurde (K. Fischer 1961), ist auch hier nicht unwahrscheinlich.

Junge *L. vivipara sind* ausgesprochen gesellig. Sie sonnen sich gruppenweise an günstigen Stellen und viele suchen abends regelmäßig eine gemeinsame Schlafhöhle auf. Erst im zweiten Sommer lösen sich diese „Jugendgruppen" nach und nach auf. Beißereien sind unter Jungtieren selten. Gewöhnlich treteln sie nach einer längeren Trennung voreinander, ohne anzugreifen. Von adulten Tieren werden sie geduldet und sie legen sich oft — meist unter Treteln — zum Sonnen auf jene. Angriffe Adulter auf Junge sind äußerst selten, treten aber auch im Freiland auf; das Jungtier entkommt dann regelmäßig unter heftigem Treteln. Im Terrarium sind nur zwei Fälle von Kannibalismus vorgekommen. Beide gehen auf dasselbe Männchen zurück, und ich betrachte sie als Ausnahmefall.

Analyse des Verhaltens

Methodik zur Analyse

Besonders, aber nicht ausschließlich, werden hier die Ausdrucksbewegungen behandelt. Gemäß dem Vorschlag von Eibl-Eibesfeldt (1969, S. 106) bezeichnen wir nur solche Verhaltensweisen als Ausdrucksbewegungen, die zu Signalen differenziert sind, obgleich ja auch die nichtsemantischen Bewegungen etwas über die Stimmung ihres Trägers ausdrücken können. Es besteht eine wechselseitige Beziehung zwischen sendeseitiger und empfangsseitiger (z. B. Ausbildung eines AAM) Semantisierung (Wickler 1967).

Eine universell anwendbare Methode zur Analyse von Verhaltensweisen gibt es bislang nicht. Verschiedene Wege wurden bisher angewandt, meist ohne daß sich die Autoren dessen bewußt waren. Auf diese Tatsache macht Tinbergen (1959) aufmerksam.

In der folgenden Analyse wird jede Ausdruckskomponente bewußt nach 6 verschiedenen Überlegungen überprüft. Nicht jeder dieser methodischen Punkte führt bei jeder einzelnen Komponente zu einem Resultat. In Ermangelung einer Universalmethode läßt dieses Vorgehen jedoch die relativ sichersten Ergebnisse erwarten. Die 6 methodischen Wege lassen sich im einzelnen folgendermaßen kennzeichnen (Punkt 1 bis 3 in Anlehnung an Tinbergen, 1959; Punkt 4 in Anlehnung an H. Fischer 1965; 5 und 6 fanden ebenfalls schon erfolgreiche Anwendung, ohne daß mir bekannt ist, ob sie je ausdrücklich formuliert wurden):

1. *Bewegungsform*

Es wird die Bewegungsform auf ihre einzelnen Komponenten hin untersucht. Dabei offenbart sich oft ihr „komplexer Ursprung". So können „Bruchstücke der Teilsysteme" einander abwechseln; z. B. im Zickzacktanz des Stichlingsmännchens. Ferner können „Komponenten simultan verschränkt" sein, wie etwa in den Gesichtsausdrucksformen der Caniden. Schließlich können Kompromißbewegungen auftreten (Zitate nach Tinbergen 1959).

2. *Zeitliche Situation*

Eine Hauptstimmung schlägt bei unveränderter Umgebung nicht plötzlich in eine andere Hauptstimmung um. Vielmehr baut sie sich langsam auf und klingt auch allmählich wieder ab (Trägheitsphänomen nach Lorenz 1939). Diese Tatsache berechtigt uns zu der Annahme, daß in der Regel nur Handlungen aus solchen Funktionskreisen mit der zu untersuchenden Ausdrucksbewegung abwechseln, denen eine mit ihr gemeinsame Stimmung zugrunde liegt. Das bedeutet für die praktische Anwendung: Wir registrieren, welche Handlungen einer bestimmten Ausdrucksbewegung vorausgehen und welche ihr folgen.

3. *Räumliche Situationen*

„Wenn man die optimalen Situationen kennt, welche bestimmte Bewegungssysteme auslösen, dann sieht man oft, daß die Gesamtlage, in der ein ganz bestimmter Ausdruck auftritt, Teile zweier solcher optimaler Einzelsituationen als Komponenten enthält" (Tinbergen 1959). Als konkreten Fall führt der zitierte Autor gewisse Drohbewegungen an, die besonders an der Grenze zwischen Nachbarrevieren auftreten. Wenn bekannt ist, daß der Gegner diesseits der Grenze Angriff, jenseits Flucht auslöst, darf man schließen, daß an der Grenze beide Antriebe aktiviert werden.

Hier werden unter 3. auch die Situationen behandelt, in die sich ein Tier regelmäßig bei einer bestimmten Ausdrucksbewegung begibt, nämlich die Orientierung zum Partner.

4. *Ontogenese*

Lorenz (1939) weist darauf hin, daß manche Verhaltensweisen nur im Jugendstadium einer Art zu finden sind, während bei verwandten Arten diese Verhaltensweisen zum normalen Inventar der Adulten gehören können. Manche Verhaltensweisen durchlaufen auch verschiedene ontogenetische Stadien. Die Beobachtung der Ontogenie kann hier wie in der Morphologie — bei möglichst vorsichtiger Deutung — wichtige Hinweise zur Phylogenie bringen.

5. *Übergangsformen und Sonderfälle*

Viele Ausdrucksbewegungen sind in ihrer hochritualisierten Form zunächst sehr schwer zu deuten, und ihr unritualisiertes Vorbild ist nicht

leicht zu erkennen. In besonderen Situationen treten aber beim selben Individuum manchmal Übergänge auf, die zwischen der hochritualisierten Bewegung und dem unritualisierten Vorbild vermitteln, z. B. bei einem beschwichtigenden *Lacerta*-Weibchen vom Kopfnicken bis zum heftigen Beißen (s. S. 129).

Ausnahmefälle, in denen die zu untersuchenden Bewegungen auftreten, können ebenfalls aufschlußreich sein und sollten beachtet werden. Solche Beobachtungen können sowohl Hinweise liefern auf die Entstehungsgeschichte einer Bewegung als auch auf deren Motivation.

6. *Vergleich verwandter Arten*

Verschiedene Arten stehen in bezug auf einzelne Merkmale gewöhnlich auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Oft läßt sich eine Ritualisationsreihe aufstellen, die bis an die stammesgeschichtliche Wurzel einer Verhaltensweise führt. Jedoch ist bei einfacheren Formen stets zu erwägen, ob echte Primitivität oder eine sekundäre Vereinfachung vorliegt.

Imponieren

Wenn man die Imponiergebärde von *L. sicula* oder der anderen hier behandelten Mauereidechsen nach den im vorhergehenden Kapitel beschriebenen 6 Gedankenwegen analysiert, läßt sich die unten wiedergegebene Tabelle aufstellen. Das wird im folgenden erläutert. Für *L. vivipara* hat diese Tabelle nur bedingte Gültigkeit, da dieser Art dort aufgenommene Bewegungskomponenten zum Teil fehlen, jedenfalls bisher nicht beobachtet werden konnten.

Stammesgeschichtliche Herleitung

Die Bewegungsform des Kehlwölbens zeigt uns einige Ähnlichkeit mit der des verstärkten Atmens (1)[6]. In Erregung steigert ein Reptil allgemein seine Atmungstätigkeit, was physiologisch in Anbetracht der zu erwartenden körperlichen Anstrengung sinnvoll ist. In verschiedener Weise ist dieses „Epiphänomen eines Erregungszustandes" (Wickler 1967) bei Reptilien umgestaltet worden, z. B. zum Zischen und Aufblähen vieler Schlangen. (Eine zusammenfassende Darstellung über Warn- und Drohreaktionen der Reptilien gibt Mertens 1946.)

Bei den hier bearbeiteten Eidechsen tritt die betonte Kehlwölbung nicht in allgemeiner Erregung auf, sondern ist auf das intraspezifische Imponieren beschränkt. Sie hat sich von der wahrscheinlichen ursprünglichen Funktion der Atmung vollkommen losgelöst.

Eine gewölbte Kehle wirkt nicht nur optisch durch die Vergrößerung der Körperumrisse, sondern sie bietet auch einen taktilen Schutz vor Angriffen seitens eines Rivalen: Dieser kann an der gewölbten Kehle, die ihm präsentiert wird, nur schwer zupacken.

---

[6]) Die Zahl in ( ) bezieht sich auf die unter „Methodik zur Analyse" erläuterten methodischen Punkte.

Schon die Tatsache, daß einem intraspezifischen Angriff gewöhnlich Imponieren vorausgeht, läßt vermuten, daß Elemente aus Kampfhandlungen oder aus Bewegungsweisen, die diesen aus funktionellen Gründen

Abb. 4. Zögerstellung vor einem Beuteobjekt (*L. vivipara*, juv.).

vorausgehen, zum Imponieren ritualisiert wurden (2). Entscheidender sind aber die folgenden Fakten.

Eine Eidechse, die im Begriff steht, auf ein Objekt zuzustoßen, drückt die Vorder-, manchmal auch die Hinterbeine durch (Abb. 4). Ferner wird — übrigens ebenso wie bei verstärkter Atmung — die bei der ruhenden

Tabelle 1: Analyse des Imponierens

Ausdrucks-komponente	unritualisierter Ausgangspunkt	Selektionsfaktor	Motivation
Kehlwölbung	verstärkte Atmung	Vergrößerung der Körperumrisse, Steigerung der Eindeutigkeit	Aggression, Flucht, Sexualität*)
Durchdrücken der Beine	Zustoßintention		
laterale Abplattung			
Senken der Schnauzenspitze			
Breitseitsstellung zum Partner	Resultante aus Flucht- und Angriffs-richtung		
Nicken *langsamer* Frequenz	Zustoßen	Steigerung der Eindeutigkeit	
Hemmung des Hand-lungsfortgangs	(Konflikt)	Vermeidung von Beschädigungen	

*) gilt nur im Paarungskontext

Die erste Spalte der Tabelle beinhaltet die Einzelkomponenten der Ausdrucksbewegung, die auf S. 125 schon beschrieben worden ist. Die zweite Spalte zeigt die stammesgeschichtliche Wurzel der jeweiligen Einzelkomponente. Die dritte Spalte gibt Faktoren an, durch die die Evolution (hier = Ritualisation) einer einzelnen Komponente in einer bestimmten Richtung begünstigt wurde. Die letzte Spalte gibt die der Ausdrucksbewegung zugrunde liegenden Motivationskomponenten wieder. Den einzelnen Bewegungskomponenten lagen ursprünglich recht verschiedene Motivationen zugrunde. Da die Ausdrucksbewegung aber weitgehend zu einer Einheit verschmolzen ist, erwies es sich als unzweckmäßig, die Motivationen der Einzelkomponenten getrennt zu berücksichtigen. Deshalb ist die letzte Spalte nicht unterteilt.

Eidechse dorsoventrale Abplattung aufgegeben und statt dessen eine laterale Abflachung gezeigt. Vor kleinen am Boden liegenden Objekten senkt die Eidechse zusätzlich die Schnauzenspitze. Bei *L. vivipara* ist diese Intentionshaltung kaum oder gar nicht vom Imponieren zu unterscheiden, wenn man die Situation außer Acht läßt. Dies leitet uns zu der Annahme, daß diese Bewegungskomponenten des Imponierens ihre stammesgeschichtliche Wurzel in der Zustoßintentionshaltung haben (1; 6). Die gleiche Auffassung äußert Kitzler (1941).

Gewöhnlich wird die laterale Abflachung beim Imponieren weit über das vor einem Beuteobjekt übliche Maß hinaus verstärkt. Dabei treten bei vielen Individuen aller hier behandelten Arten optische Signale in Erscheinung, die sonst relativ unauffällig sind. Die Mauereidechsen (vorwiegend die Männchen) tragen blaue Punkte aus den Bauchrandschildern. Bei *L. vivipara,* die insgesamt in höchstem Grade tarnfarbig ist, haben die Männchen gewöhnlich einen orangefarbenen, schwarz gesprenkelten Bauch, der so gut wie nur bei der soeben beschriebenen Haltung in Erscheinung tritt. Da die Färbung im Gegensatz zur Bewegungskoordination sehr variabel ist (auch innerhalb einer Population!), kann man annehmen, daß die Färbung sich der Bewegung sinnvoll angepaßt hat und nicht umgekehrt.

Interessant ist, daß eine imponierende Eidechse die Schnauzenspitze abwärtssenkt; diese Haltung ist nur vor kleinen, am Boden befindlichen Objekten von funktionellem Sinn, nicht vor einem etwa gleichgroßen Partner. Beim Imponieren ist diese Schnauzenhaltung unter völliger Loslösung von der ursprünglichen Orientierung und damit auch der ursprünglichen Bedeutung als Folge des Ritualisationsprozesses „eingefroren" (1) (Morris 1957).

Eine weitere Loslösung von der ursprünglichen Orientierung zeigen die grünen Mauereidechsen beim Imponieren in der Gesamtausrichtung zum Partner, gleichgültig ob dieser Rivale oder Geschlechtspartner ist: sie weisen ihm die Breitseite und nähern sich nicht in gerader Richtung, sondern in einem sich verkürzenden Bogen (Abb. 1). Hinde (1966, S. 277) sieht im Umkreisungsverhalten, das sehr viele Tiere in ähnlichen Situationen zeigen, oft einen „approach avoidance conflict". Zweifellos ist auch die Annäherungsrichtung unserer Eidechsen als Resultante aus Annäherungswillen und Flucht zu verstehen, denn dieses Umkreisungsverhalten kommt nicht zustande, wenn zwei Tiere wie in Abb. 5 spiegelbildlich agieren. Vor einem Geschlechtspartner kommt als Motivationskomponente Sexualität hinzu, ohne daß sich sagen ließe, in welchem Maße (1; 3).

Beim Imponierschreiten vollführen die Mauereidechsen mit dem ganzen Körper ruckartige Bewegungen langsamer Frequenz. Vorwiegend werden dabei Kopf und Vorderleib bewegt, so daß der Eindruck des Nickens entsteht. Solche Bewegungen werden auch dann noch vollführt, wenn die imponierende Eidechse am Fleck bleibt. Kitzler sieht in den ruckartigen

Schritten (bei *L. viridis* und *L. agilis*) eine „mimische Übertreibung des einfachen Näherkommens". Beim sich nicht fortbewegenden Tier dürfte eine ritualisierte Zustoßbewegung vorliegen (die ja auch mit Näherkommen

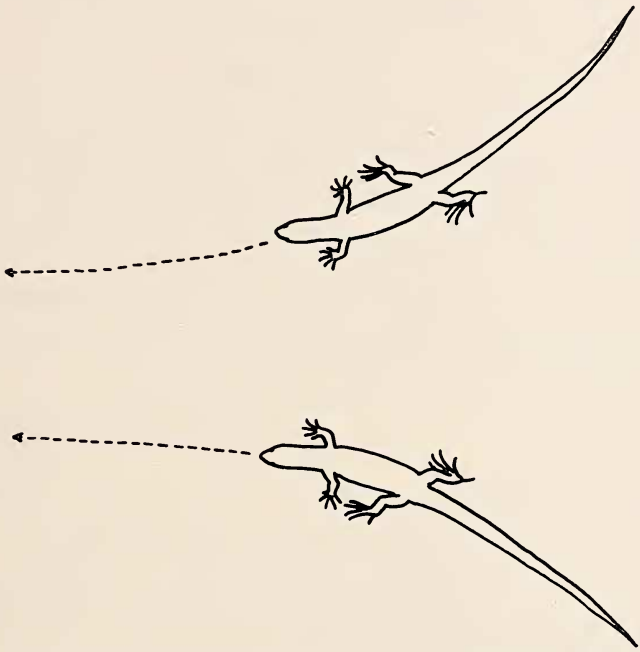


Abb. 5. Wenn die Rivalen spiegelbildlich agieren, so führt das zu einer Art Parallellauf. (*L. sicula*; Skizze nach einer Freilandbeobachtung.)

verbunden ist) (1). Besonders bevor ein Männchen den zitternden Schwanz eines Weibchens ergreift, zeigt es dieses ruckartige langsame Nicken, welches dann zum meist sanften Schwanzpacken führt, eine Tatsache, die ebenfalls für die Herleitung dieses Nickens vom Zustoßen spricht (2; 5).

Die auffällige Hemmung des Handlungsablaufs beim Imponieren — im Vergleich zu den unritualisierten Ausgangspunkten — kann man als Kompromiß zwischen antagonistischen Antrieben (Angriff — Flucht) verstehen (3).

Selektionsfaktoren

Die ersten 5 in der Tabelle auf S. 137 angeführten Ausdruckskomponenten haben gemeinsam, daß die Körperumrisse des agierenden Tieres aus der Sicht des Signalempfängers vergrößert werden. Solche Komponenten, die schon ohne spezielle empfangsseitige Semantisierung „verständlich" sind, werden von der Selektion als Ausdrucksbewegungen begünstigt.

Eine allgemeine Forderung an eine Ausdrucksbewegung ist ihre Eindeutigkeit. Diese kann erstens dadurch gewährleistet werden, daß der stammesgeschichtliche Ausgangspunkt abgeändert (ritualisiert) wird und zweitens dadurch, daß mehrere solcher stammesgeschichtlicher Wurzeln zu einer neuen Einheit verschmolzen werden. Schließlich wird die Eindeutigkeit dadurch erhöht, daß die Ausdrucksbewegung weitgehend unabhängig von der Antriebsstärke in konstanter Weise abläuft. Oft ist eine „typische Intensität" (Morris 1957), deren Motivationsstärke an der Bewegungsweise nicht abzulesen ist, ausgebildet. Beim Imponieren vor einem Rivalen der hier bearbeiteten Eidechsen ist die Loslösung der Ausdruckskomponenten von der Motivationsstärke deutlich erkennbar; z. B. wenn bei gleichbleibender Aggression die Fluchttendenz steigt (vgl. Abb. 6), wird nicht sofort Flucht ausgelöst. Diese Loslösung von der Motivationsstärke geht in unserem Falle jedoch nicht soweit, daß sie nicht dem Beobachter —vermutlich auch dem Artgenossen — Rückschlüsse auf die relative Antriebsstärke gestattet (Abb. 6).

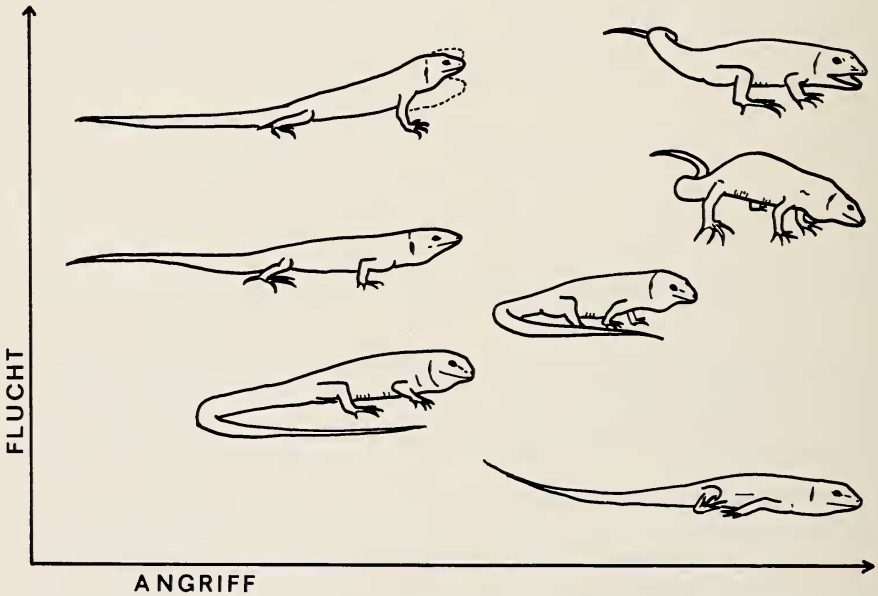


Abb. 6. Ausdrucksbewegungen eines *Lacerta-sicula*-Männchens einem Geschlechtsgenossen gegenüber. Die Figuren sind in ein Koordinatensystem gesetzt, dessen Achsen Flucht und Angriff symbolisieren. Die ungefähre relative Stärke der beiden Antriebskomponenten wird durch die jeweilige Position im Koordinatensystem sichtbar. Haltung und Bewegung des Tieres oben links sind vorwiegend durch Flucht motiviert, die gewölbte Kehle zeigt aber noch Aggression an. Die Figur unten stellt ein Männchen bei ungehemmter Verfolgung eines Rivalen dar; es handelt sich nicht um eine Ausdrucksbewegung im engeren Sinne.

Kriterien für die relative Stärke der Aggressivität sind: laterale Abplattung des Rumpfes, Wölbung der Kehle, Durchdrücken der Beine und Abwärtsrichten der Schnauze.

Die Hemmung des Handlungsfortgangs ist ein wesentlicher Faktor zur Vermeidung ernster Kämpfe. Denn allgemein können Kämpfe leicht zu Beschädigungen führen; sie sind auf jeden Fall recht unökonomisch für eine Art, die in sehr dichter Population lebt (vgl. S. 130); darüber hinaus sind kämpfende Kleintiere sehr ihren Freßfeinden ausgeliefert.

Motivation

Die unritualisierten Ausgangspunkte (s. Tab. S. 137) der Imponiergebärde verraten uns, daß ihre ursprünglichen Motivationskomponenten Aggression und Flucht sind (1; 3). Zu demselben Ergebnis führt die Beobachtung der zeitlichen Situation (2): auf Imponieren kann sowohl Angriff als auch Flucht folgen. Vorausgehen kann dem Imponieren zwar eine aggressive Handlung, nicht aber Flucht, was ein deutlicher Hinweis dafür ist, daß Aggression die stärkere Motivationskomponente ist.

Wenn ein Männchen vor einem Geschlechtspartner imponiert, führt dies oft zur Paarung; nahezu jeder Paarung geht ausgeprägtes Imponieren voraus. In diesem Zusammenhang ist also Sexualität mit Sicherheit eine der Motivationskomponenten (2).

Beschwichtigen

Tabelle 2: Analyse des Beschwichtigens

Ausdruckskomponente	unritualisierter Ausgangspunkt	Selektionsfaktor	Motivation
Treteln	Laufen	keine Vergrößerung der Körperumrisse; Steigerung der Eindeutigkeit	Flucht, Aggression, Sexualität*)
Kopfnicken rascher Frequenz	Zustoßen (defensiv)		
Kopftrichtung zum Partner, plötzliche seitl. Abweichungen	Defensivbeißen und Fluchtintention		
Schwanzzittern	?		

*) Gilt nur im Paarungskontext.
S. die Erläuterungen zu Tabelle 1 (S. 137).

Stammesgeschichtliche Herleitung

Die Ausdruckskomponente „Treteln" besitzt eine auffällige Ähnlichkeit mit der — sicherlich angeborenen — Bewegung des Grabens. In beiden Fällen ruhen nämlich in der Regel die Hinterbeine und in beiden Fällen kann die Bewegung auch einseitig, also nur mit einem Vorderbein ausgeführt werden. Berücksichtigt man jedoch die Funktion des Grabens, dann erscheint es wenig naheliegend, daß hier die stammesgeschichtliche Wurzel des Tretelns liegt. Das Graben, welches besonders dann auftritt, wenn eine

Eidechse nicht vorwärtskommt, z. B. stereotyp an einer Glasscheibe, dürfte sich ebenso wie das Treteln von einer urtümlicheren Bewegung, dem Laufen herleiten. Zu letzterem haben beide abgeleiteten Bewegungen ebenfalls eine erhebliche Ähnlichkeit. Damit wird die Ansicht Kitzlers (1941) bestätigt, daß sich das Treteln „von einem Teil der Bewegung des Davonlaufens" herleitet (1).

Für die Herleitung des Tretelns vom Laufen spricht weiterhin, daß es ohne semantische Bedeutung auch in solchen Situationen gezeigt wird, in denen eine Eidechse „eigentlich" laufen sollte; so etwa, wenn sie, auf einem Mauervorsprung sitzend, von einem Beutetier gelockt wird (3). Eine ausnahmsweise von einer adulten *L. vivipara* angegriffene junge flieht unter heftigem Treteln. Hier liegt offenbar ein Übergang zwischen der Ausgangsform und der ritualisierten Bewegung vor (5). Eine halberwachsene *L. vivipara,* bei der sich das Treteln in Gefangenschaft wochenlang nicht auslösen ließ, tretelte heftig vor einer hinzugesetzten Hainschnecke *(Cepaea),* offensichtlich eine direkte Annäherung nicht wagend; im Freiland beobachtete ich einmal Treteln vor einem Käfer (5). Das Treteln ist hier als Erregungsventil zu verstehen.

Schließlich sei zur Bewegungsform des Tretelns noch bemerkt, daß die Vorderbeine nicht nur alternierend, sondern auch synchron bewegt werden können. Dies und die oft einseitige Bewegung zeigen, daß die Bewegungskoordination weitgehend von der ursprünglichen gelöst ist.

Das ausgeprägte Kopfnicken der beschwichtigenden Eidechsen ist in seiner Herleitung der Bewegungsform nach zunächst schwer zu verstehen. Aber in besonderen Situationen zeigen die Eidechsen alle Übergangsformen von der hochritualisierten Bewegung bis zur unritualisierten stammesgeschichtlichen Wurzel (5): wenn ein nicht paarungswilliges *L.-sicula*-Weibchen von einem Männchen ernsthaft angebalzt wird, dann zeigt es die bereits beschriebene Beschwichtigungsgebärde mit Kopfnicken. Läßt das Männchen nicht bald von seinem Vorhaben ab, sondern rückt mit seinem Kiefergriff weiter die Schwanzwurzel aufwärts, dann stößt das Weibchen mit zunehmender Heftigkeit beim Nicken gegen den Hals des Männchens, außerdem zeigt das Weibchen dabei gewöhnlich noch eine Abwehrbewegung mit dem Hinterbein (Abb. 2). Hatte dieses Verhalten des Weibchens noch keinen Erfolg (was selten ist), dann geht das Stoßen in Beißen über. In besonderen Fällen kann sich das Weibchen festbeißen. Aufschlußreich ist in diesem Zusammenhang auch der Artenvergleich (6). Ganz ähnlich wie *L. sicula* verhält sich ein nicht paarungsbereites *L.-melisellensis*-Weibchen. *L. hispanica* richtet beim Nicken erst kurz bevor sie zubeißt, den Kopf auf den Partner. *L. vivipara* schließlich beißt im analogen Fall ohne jede Vorankündigung durch Nicken. Entsprechend ist bei dieser Art das Nicken als Ausdrucksbewegung kaum ausgebildet.

Erst im Alter von mehreren Wochen zeigen junge *L. sicula* die Beschwichtigungsgebärde; werden sie von stärkeren Artgenossen festgehalten, so beißen sie sich frei; diese Bewegungen werden bald als Kopfnicken bei bloßer Annäherung ausgeführt (4).

Beschwichtigende grüne Mauereidechsen richten ihren Kopf auf den Partner. Zu dem vertikalen Nicken treten plötzliche, erhebliche horizontale Abweichungen. Ist die Richtung zum Partner ein Ausdruck für ursprüngliche Angriffstendenz, so drücken die seitlichen Abweichungen die Fluchttendenz aus (3). Eine grüne Mauereidechse, deren Flucht unmittelbar bevorsteht, richtet auch den Kopf mehr vom Partner weg (2) (Abb. 2). Als Gegenstück wendet *L. hispanica,* die nicht die grundsätzliche Ausrichtung zum Partner hin zeigt, sich erst gegen ihn, wenn sie am Schwanz festgehalten wird und unmittelbar vor dem Zubeißen steht (2; 6).

Für das Schwanzzittern läßt sich keine funktionsgebundene unritualisierte Ausgangsbewegung finden. Schwanzbewegungen — das Zittern kann zu einem Zucken oder Schlängeln abgewandelt sein, es gibt auch Übergänge — kommen in sehr verschiedenen Situationen vor (5): Besonders Jungtiere schlängeln oder zucken oft mit dem Schwanz, wenn sie vor einem Beutetier zögern. Adulte Eidechsen verschiedener Arten und Gattungen (z. B. *Psammodromus*) bewegen den Schwanz wellenförmig, wenn sie in ein fremdes Terrarium gekommen sind. Meine zahme *L. lepida* schlägt oft so unverhofft mit dem Schwanz an einen Gegenstand, wenn man sie wieder in den Käfig setzen will, daß selbst ein vorbereiteter Beobachter meist erschrickt. Diese Beispiele zeigen, daß die Schwanzbewegungen bei allgemeiner Erregung auftreten ohne daß in jedem Falle eine äußere Funktion erkennbar wäre. Bei *L. sicula* hat diese Bewegung, wenn sie bei der Balz auftritt, eine „typische Intensität" bekommen.

Regelmäßig bewegen die Eidechsen den Schwanz, wenn sie von Artgenossen festgehalten werden. Allerdings zeigen bei den grünen Mauereidechsen die Männchen diese Bewegung selten in der hochfrequenten typischen Form. In einem Falle wurde ein großes *L.-sicula*-Männchen von einem Männchen der sehr viel kleineren *L. hispanica* (diesem war das angebalzte Weibchen weggelaufen) am Schwanz festgehalten. Das *sicula*-Männchen, für das die winzige *L. hispanica* keinen Gegner darstellte, zitterte daraufhin genau in derselben Weise mit dem Schwanz, wie es ein *sicula*-Weibchen bei der Balz tut. Solche Beobachtungen machen es denkbar, daß das Schwanzzittern in sozialem Zusammenhang ursprünglich die Funktion des „Abwimmelns" hatte. Es entwickelte sich dann zum Bestandteil der Beschwichtigungsgeste und schließlich unter Bedeutungsumkehr auch zur Paarungsaufforderung.

Selektionsfaktoren

Wurden zum Imponieren besonders solche Epiphänomene eines Erregungszustandes ritualisiert, die mit einer Vergrößerung der Körperumrisse verbunden sind, so kann es nicht wundern, daß beim Beschwichtigen als der zum Imponieren reziproken Handlung, solche Vergrößerungen vermieden werden. Imponieren und Beschwichtigen dürfen keinesfalls

verwechselbar sein. Deshalb ist bei solchen Einzelkomponenten beider Ausdrucksbewegungen, die auf dieselbe stammesgeschichtliche Wurzel zurückgehen, der Ritualisierungsprozeß in entgegengesetzte Richtungen gelaufen. So hat das Kopfnicken beim Beschwichtigen eine deutlich raschere Frequenz als beim Imponieren. Die Schnauzenspitze, die beim Imponieren abwärts gerichtet wurde, wird hier waagerecht oder aufwärts gerichtet.

Die Laufbewegung wird beim Imponieren extrem verlangsamt und ruckartig ausgeführt, beim Beschwichtigen (Treteln) dagegen besonders rasch. Außerdem werden im letzteren Fall die Beine vom Boden abgehoben, während sie beim Imponieren als Stelzen fungieren.

Die Ausrichtung zum Partner resultiert beim Imponieren wie Beschwichtigen aus dem Antagonismus von Flucht- und Angriffsmotivation. Beide Ausdrucksbewegungen sind trotzdem im Erscheinungsbild grundverschieden. Beim Imponieren wird eine ruhige, senkrecht zum Partner gehaltene Ausrichtung gezeigt, beim Beschwichtigen wechseln Zuwendung und Abwendung in rascher Folge mit jähen Bewegungen ab. Die Eindeutigkeit ist also auch hier trotz gemeinsamen Ursprungs zweier Bewegungsweisen gewahrt.

Motivation

Als ursprüngliche Motivation lag den einzelnen Bewegungskomponenten (s. Tab. S. 141) Flucht und Angriff zugrunde (1). Zu demselben Ergebnis — und das ist für die tatsächliche Motivation der ritualisierten Bewegung entscheidender — führt die Beobachtung der zeitlichen Situation der Beschwichtigungsgebärde (2).

Ebenso wie beim Imponieren erkennen wir auch beim Beschwichtigen Sexualität als Motivationskomponente; das Beschwichtigen dient ja als weibliches Paarungsvorspiel (2).

Die Fluchtmotivation dürfte stärker sein als die aggressive. Denn die hier vorkommende Aggression ist bereits komplexer Natur; sie hat sehr viel mit dem weitgehend fluchtmotivierten Angriff gemeinsam, der nach Unterschreiten der „kritischen Distanz" (Hediger 1934) gezeigt wird.

Paarungsverhalten

Da ein Teil der paarungseinleitenden Bewegungen bereits im Vorhergehenden analysiert wurde, ist deren neuerliche Behandlung, was die stammesgeschichtliche Herleitung angeht, nicht erforderlich.

Bezüglich der Motivation spricht vieles dafür, daß die beteiligten Komponenten Flucht und Aggression zugunsten der Sexualität in den Hintergrund treten, nicht aber völlig verschwinden. Denn es gibt Beobachtungen, die Flucht- und Angriffsstimmung sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen im Paarungszusammenhang deutlich zeigen. Die Balz hat ja wohl auch in erster Linie die Aufgabe, diese beiden Antriebe in gelenkte Bahnen zu

bringen, um dadurch eine Paarung zu ermöglichen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß das Imponieren vor der Paarung mit gut bekannten Weibchen ausfallen kann (bei *L. melisellensis* Kramer 1937; bei *L. hispanica* eigene Beobachtung).

Kramer folgert daraus, daß den Männchen von *L. sicula* und *L. melisellensis* ein eigentliches Paarungsvorspiel fehlt. Dieser Schluß ist für erstere Art auf jeden Fall unberechtigt, und nach meinen Beobachtungen balzt auch ein *L.-melisellensis*-Männchen vor Weibchen, mit denen es monatelang im engeren Terrarium zusammengelebt hat. Unter natürlichen Verhältnissen, auf die ja die Instinkthandlungen abgestimmt sind, erscheint ein Ausfallen der Balz bei diesen Arten ganz unwahrscheinlich.

Die aktive Beteiligung der Weibchen am Zustandekommen der Paarung erscheint weniger klar. Klingelhöffer (1931) beschreibt, daß ein brünstiges *L.-agilis*-Weibchen dem Männchen nacheilt und es mit dem Maule festzuhalten versucht. Aktive Annäherungen konnte ich auch bei den grünen Mauereidechsen und bei *L. viridis* beobachten. Bei der letzteren Art beschreibt Kitzler (1941) ein „symbolisches Abbeißen". In diesem Verhalten sieht die Autorin wohl zu Recht ein ursprüngliches Abwehrverhalten, welches eine vollkommene Bedeutungsumkehr erfahren hat. Ähnlichen Bedeutungswandel erfuhren das rasche Kopfnicken der Mauereidechsen und möglicherweise auch das Schwanzzittern (vgl. S. 143).

Der Flankenbiß besitzt bei der Lacertenpaarung keine funktionelle Notwendigkeit. Das beweisen einerseits Tiere mit ähnlicher äußerer Morphologie und anderer Kopulationsform, andererseits auch *L.-hispanica*-Männchen, wenn sie bei der Paarung das Weibchen mit den Vorderbeinen festhalten (Abb. 3 m). In dieser Haltung „könnten" sie auf den zusätzlichen Flankenbiß verzichten, wenn sie „wollten".

Wenn der Flankenbiß nicht funktionell zu erklären ist, aber — soweit bekannt — von allen Lacerten gezeigt wird, kann die Erklärung nur stammesgeschichtlicher Art sein. Wie wir sahen, müssen bei den *Lacerta*-Arten besonders die Männchen während der Paarung die aggressiven Antriebe in ritualisierte Bahnen lenken. Dazu dient zunächst das Imponieren, dann der Schwanzbiß, der z. B. bei *L. sicula* recht hoch ritualisiert ist, bei *L. vivipara* und *L. hispanica* wohl auftreten kann, aber nicht muß; bei den letzteren Arten erfolgt statt dessen manchmal ein Nackenbiß, der besonders bei *L. vivipara* so heftig sein kann, daß er für uns vom Aggressionsbiß nur durch die darauffolgende Paarung zu unterscheiden ist. Auch Arten, zu deren Normalverhalten das Schwanzbeißen gehört, zeigen ausnahmsweise statt dessen den Nackenbiß. Ich konnte das bei *L. sicula* beobachten, Leydig (1872) bei *L. agilis* und Kitzler (1941) bei *L.* viridis.

Ähnliches gilt auch für *L. melisellensis;* nach Kramer (1937) kann vor der Paarung das Männchen „auch eine andere Körpergegend" (als Schwanz oder Flanke) zu fassen bekommen.

Das Vorspiel kann also weitgehend variieren; die Kopula selbst aber ist, was den Flankenbiß angeht, immer gleich. Dieser Rest von Aggressionsverhalten wird offenbar so leicht nicht aufgegeben.

Sahen wir bereits, daß wichtige Elemente des Imponierens und Kämpfens vom Beuteerwerb abstammen, so hat sich nun gezeigt, daß sich entscheidende Elemente des männlichen Paarungsverhaltens vom Aggressionsverhalten herleiten. Die synoptische Darstellung von Beuteerwerb, Aggressions- und Paarungsverhalten läßt eine interessante Periodizität zutage treten:

3. Balz	Imponieren	Ergreifen (Schwanzbiß, Flankenbiß)	Schütteln (fällt meist aus)
2. Aggression	Imponieren	Ergreifen	Schütteln
1. Beuteerwerb	Intentionshaltung	Ergreifen	Schütteln

Handlungsablauf

Wir finden hier eine bestimmte Handlungskette beim selben Tier auf drei verschiedenen Ebenen wieder.

Paarungsnachspiel

Wie bereits auf S. 129 beschrieben und in Abb. 3 d dargestellt, hält das Männchen von *L. sicula* (jedenfalls bei den hier untersuchten östlichen Populationen) nach der Kopula das Weibchen noch einige Minuten im Flankengriff fest. Ob dieses merkwürdige Nachspiel auch im Freiland, wo ich es in einem Falle beobachten konnte, die Regel ist, muß offen bleiben, da die ernsthaft balzenden Paare sich stets in dichter Vegetation der Beobachtung entzogen. Kramer (1937), der dieses Nachspiel nicht erwähnt, berichtet von einer Freilandbeobachtung, „daß ein Männchen sein Weibchen minutenlang wie ein apportierender Jagdhund die Beute quer im Maul mit sich herumtrug, von Zeit zu Zeit die Begattung versuchend." Möglicherweise war hier gerade eine Kopulation vorausgegangen. Während des Nachspiels konnte ich bei *L. sicula* allerdings nie einen Kopulationsversuch beobachten.

Obgleich es bei den anderen diesbezüglich bekannten Arten kein derartiges Nachspiel gibt, kann uns ein Vergleich mit deren Nachpaarungsverhalten weiterhelfen (6). Für *L. agilis* beschreibt Kitzler (1941) eine auch bei anderen Arten vorkommende „Nachfolgereaktion" des Männchens.

Bei *L. vivipara* und *L. melisellensis* konnte ich in je einem Falle ein ausgesprochen aggressives Verfolgen durch das Männchen nach der Kopula beobachten. Bei *L. sicula* folgte heftiges Nackenbeißen, in einem Fall sogar auf das Nachspiel. Dieses Männchen allerdings, das ich erst drei Wochen zuvor aus der Winterruhe geweckt und meist isoliert gehalten hatte, verhielt sich auch dadurch ganz ungewöhnlich, daß es vor und nach der Paarung zeitweilig ungehemmt vor dem Weibchen

floh. Im allgemeinen verhalten sich alle hier untersuchten Arten nach der Paarung jedoch friedlich. Wenn das Männchen sofort erneut balzt, dann weniger ausgeprägt als vor der Paarung.

Auf die Kopula folgende erneute Begattungsversuche seitens des Männchens beschreibt Weber (1957) bei *L. muralis* als Normalfall; eine neue Paarung wird aber vom Weibchen nicht zugelassen. Bei meinen *L. hispanica* war bei einem solchen Versuch das Männchen trotz Abwehr des Weibchens erfolgreich. In anderen Fällen blieben die Tiere nach der Paarung ruhig.

Diese Beobachtungen führen zu folgenden Feststellungen:

1. Unmittelbar nach der Begattung ist der Antrieb zur Paarung beim Männchen keineswegs immer erschöpft, sondern scheint erst langsam auszuklingen.
2. Der Aggressionstrieb des Männchens wird durch die stattgefundene Paarung oft erst aktiviert, jedenfalls nicht unterdrückt.

L. sicula hat, verglichen mit den anderen hier untersuchten Arten, entschieden die kürzeste Paarungsdauer (vgl. Abb. 3). Eine solche zeitliche Verkürzung des Paarungsaktes hat sicherlich einen Selektionsvorteil (während der Paarung hohe Gefährdung durch Freßfeinde). Eine allgemeine Verringerung des Sexualtriebes würde zu selteneren Paarungen führen und wäre von selektionistischem Nachteil. Es sieht aus, als hätte *L. sicula* folgenden Ausweg beschritten (der gewiß nicht der einzig denkbare ist): Das Männchen reagiert seine durch die Verkürzung der Kopula noch reichlich vorhandene Antriebsenergie „planmäßig" während des Nachspiels ab. Im Falle einer Gefährdung von außen kann dieses schneller als eine Kopula abgebrochen werden.

Diskussion

Es ist eine oft bestätigte Ansicht, daß die „Drohbalz" (Mertens 1946) eines der Partner unter anderem die Aufgabe hat, den Aggressionstrieb — der auch durch den Geschlechtspartner aktiviert wird — in ritualisierte Bahnen zu lenken, damit überhaupt eine Paarung stattfinden kann.

Beim Weibchen, welches bei den meisten Tierarten — so auch bei den Eidechsen — den untergeordneten Partner darstellt, wird außer dem Aggressions- und dem Paarungstrieb der Fluchttrieb aktiviert; dieser muß ebenfalls in eine die Paarung ermöglichende ritualisierte Bahn gelenkt werden.

Im Gegensatz zu vielen in dieser Hinsicht gut untersuchten Fischen und koloniebrütenden Vögeln ist bei den Eidechsen die Aggressivität, die eine Voraussetzung zur Territorialität ist, nicht zur Gründung und Aufrechterhaltung eines Brutreviers entwickelt, vielmehr scheint sie der optimalen Verteilung sämtlicher Individuen im gesamten zur Verfügung stehenden Lebensraum zu dienen.

Die daraufhin im Rahmen dieser Arbeit untersuchte *L. sicula* ist in diesem letzteren Sinne territorial. Dasselbe gilt für andere, bezüglich ihres

Ortsverhaltens beobachtete Mauereidechsen (*L. muralis*, Weber 1957; *L erhardi*, Gruber und Schultze-Westrum 1971).

In einem Biotop, in dem die Nahrung der die Populationsdichte begrenzende Faktor ist, hat die auf dem Kampf—Fluchtsystem basierende mehr oder weniger strenge Territorialität zweifellos eine erhebliche arterhaltende Bedeutung. Anders liegen die Verhältnisse bei einem Reptil, das nicht nur bis ins Hochgebirge, sondern auch nördlich bis über den Polarkreis vorstößt. Hier liegt der populationsbegrenzende Faktor weniger im Nahrungsangebot (umgekehrt wie bei einem Warmblütler ist ja bei einem Reptil der Stoffwechsel bei niedrigen Temperaturen verschwindend gering) als vielmehr in physikalischen Faktoren, nämlich den meist niedrigen Temperaturen. Eine Anpassung an diese Gegebenheiten ist die Ovoviviparie, eine andere liegt im Ortsverhalten dieser Eidechsen.

Bei der meist niedrig stehenden nördlichen Sonne sind mikroklimatisch günstige Reviere besonders in Waldgebieten (*L. vivipara* heißt zu Recht auch Waldeidechse) selten. Ein streng territorialer Revierinhaber würde hier alle Rivalen in die auf die Dauer unbewohnbare Umgebung vertreiben. Dieses wiederum würde zu einer für die Erhaltung der Art gefährlich dünnen Population führen. So aber können auf einem wenige qm großen Raum mehrere Männchen und Weibchen wohnen. An heißen Tagen, an denen der Nahrungsbedarf hoch ist, unternehmen sie Streifzüge in die reichlich Nahrung bietende Umgebung.

Für *L. vivipara* besteht also — im Gegensatz zu den in warmen Klimaten beheimateten Eidechsen — ein gegen strenge Territorialität gerichteter Selektionsdruck, was mit folgenden Konsequenzen verknüpft ist:

1. Mit der ausgeprägten Territorialität entfällt auch die Notwendigkeit ausgeprägter Aggressivität: *L. vivipara* ist die friedlichste der hier behandelten Eidechsen.
2. Bei geringer Aggressivität entfällt auch die Notwendigkeit, diese bei der Balz in ritualisierte Bahnen zu lenken: *L. vivipara* hat die einfachste Paarungsform.
3. Eine solche Art kann schließlich auf mit Aggression u. Balz zusammenhängende Ausdrucksbewegungen verzichten: *L. vivipara* ist entschieden die ausdrucksärmste der hier behandelten Arten.
   Beim derzeitigen Wissensstand erscheint es unmöglich, Auskunft darüber zu geben, ob diese primitiv erscheinenden Eigentümlichkeiten von *L. vivipara* primärer Natur sind oder sekundär in Anpassung an ihren Biotop entstanden sind.

Zusammenfassung

Aus der Untersuchung des Verhaltens von *Lacerta sicula*, *L. melisellensis*, *L. hispanica* und *L. vivipara* ergibt sich folgendes:

1. Die Handlungsformen der Paarungseinleitung sind dem agonistischen Verhalten entlehnt, und zwar beim Männchen dem Imponieren und beim Weibchen dem Beschwichtigen.

2. Das Imponieren besteht bei *Lacerta* aus mehreren Ausdruckskomponenten, die bei den verschiedenen Arten unterschiedlich stark ausgebildet sind. Sie werden im einzelnen von verschiedenen stammesgeschichtlichen Wurzeln hergeleitet:

Kehlwölbung von verstärkter Atmung; Durchdrücken der Beine, laterale Rumpfabplattung und Senken der Schnauzenspitze von der Zustoßintention; Nicken langsamer Frequenz vom Zustoßen; die Breitseitsstellung zum Partner ist als Resultierende aus Flucht und Angriff zu verstehen.

3. Das Beschwichtigen besteht ebenfalls aus verschiedenen Ausdruckskomponenten, die verschiedenen Wurzeln entspringen:

Treteln (schnelle Bewegung mit den Vorderbeinen ohne Lokomotion) leitet sich vom Laufen her; Kopfnicken rascher Frequenz vom Zustoßen; die Kopfrichtung zum Partner mit plötzlichen seitlichen Abweichungen ist als Konflikt zwischen Angriffs- und Fluchtintention erklärbar. Schwanzbewegungen kommen in vielfältigen Erregungszuständen vor und haben vielleicht keine ursprüngliche Funktion.

4. Alle diesbezüglich bekannten *Lacerta*-Männchen halten vor und während der Paarung das Weibchen mit den Kiefern in der Flanke fest. Dieser Flankenbiß ist zum Festhalten nicht unbedingt erforderlich; er wird stammesgeschichtlich gedeutet und über den Aggressionsbiß vom Beutebiß abgeleitet.

5. Soweit bekannt, halten *sicula*-Männchen als einzige *Lacerta*-Art nach der Paarung das Weibchen, welches sich dabei ruhig verhält, noch mehrere Minuten lang fest. Man hat Grund anzunehmen, daß noch vorhandene Aggressions- und Paarungsantriebe auf diese Weise aufgezehrt werden. Die Paarungsdauer ist bei dieser Art mit einer halben Minute relativ sehr kurz, was als Selektionsvorteil zu verstehen ist.

6. *L. sicula* erwies sich bei Studien auf einer dichtbevölkerten kleinen Insel als territorial; Männchen dulden Weibchen in ihrem Revier. Die Tiere entfernen sich hier nur bis zu wenigen Metern vom Zentrum ihres Territoriums.

7. Der Aktionsraum von *L. vivipara* (bei Männchen wie Weibchen) überspannt an heißen Tagen in der Regel zahlreiche Wohnplätze von Artgenossen. Männchen entfernen sich bis mindestens 50 m von ihrem eigenen Wohnplatz, wie mit Radioisotopenmarkierung nachgewiesen wurde.

8. Die im Verhältnis zu anderen Arten auffallende Ausdrucksarmut von *L. vivipara* wird ebenso wie ihre Ortsgewohnheiten auf ökologische Faktoren (niedrige Temperaturen im Lebensraum dieser Art) zurückgeführt.

Summary

Ethological studies in some European Lizards

The behaviour of the lizards *Lacerta sicula, L. melisellensis, L. hispanica* and *L. vivipara* has been studied. The following facts were found:

1. The forms of action in courtship display are derived from agonistic displays, in male from threatening, in female from appeasement display.

2. Threat display of *Lacerta* consists of several components of expression being differently developed in the different species. In detail they are derived from diverse evolutionary origins:

Curvature of throat from intensified respiration; straightening of legs, lateral flattening of the body and vertical declination of the nose from the intention of pushing to an object; nodding of small frequency from pushing to an object; the broadside orientation to the partner is understandable as resultant from aggression and avoidance.

3. Appeasement behaviour consists of diverse components of expression as well, which derive from different roots:

Treteln (fast movement of the forelegs without locomotion) is derived from rushing; nodding of high frequency from pushing towards an object. The head's direction and the sharp horizontal declinations to the partner are to be understood as an approach avoidance conflict. An original importance of the tail shivering is hard to find; tail movements are to be seen in many situations of being stirred up.

4. All male specimen of *Lacerta* — as far as we know them — keep a tight grasp of the female's flank with their jaws before and during copulation (fig. 3). This behaviour, which is not to be regarded as a functional necessity, is derived from aggressive biting which in turn is linked to biting motivated by prey.

5. *L. sicula* is — as far as known — the only species whose males hold fast the females some minutes even after copulation, the female keeps quiet during this time. It is argued that the impulses of aggression and copulation are thus consumed in *L. sicula*. The duration of copulation in this species (c. $^1/_2$ min) is relatively short, which is understandable as an advantage in selection.

6. *L. sicula* proved to be territorial in a densely populated small island; male tolerate females in their territories. Both sexes move away only a few meters from the center of their range.

7. The action radius of *L. vivipara* is more than 50 meters in hot days; this could be shown by tracer technique. Males and females usually cross the ranges of various other individuals of their species.

8. Compared with the other species *L. vivipara* is very poor in expression; this and its vagility is regarded as a consequence of ecologic factors (low temperatures) in its habitat.

Literatur

Buschinger, A., und B. Verbeek (1970): Freilandstudien an Ta-182-markierten Bergeidechsen (*Lacerta vivipara*). — Salamandra 6, 26—31.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1969): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. 2. Aufl. München (Piper & Co.).

Ferguson, G. W. (1970): Mating Behaviour of the Side-blotched Lizards of the Genus *Uta* (Sauria: Iguanidae). — Anim. Behav. 18, 65—72.

Fischer, H. (1965): Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*). — Z. Tierpsychol. 22, 247—304.

—, K. (1961): Untersuchung zur Sonnenkompaßorientierung und Laufaktivität von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis* Laur.). — Z. Tierpsychol. 18, 450—470.

Gruber, U. F., und Th. Schultze-Westrum (1971): Zur Taxonomie und Ökologie der Cykladen-Eidechse (*Lacerta erhardii*) von den Nördlichen Sporaden. — Bonner Zool. Beitr. 22, 101—130.

Hediger (1934): Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. — Biol. Zbl. 54, 21—40.

Hinde, R. A. (1966): Animal Behaviour. London (McGraw-Hill).

Kitzler, G. (1941): Die Paarungsbiologie einiger Eidechsen. — Z. Tierpsychol. 4, 353—402.

Klingelhöffer, W. (1931): Terrarienkunde. Braunschweig (G. Wenzel).

Kramer, G. (1937): Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. — Z. Morphol. u. Ökol. Tiere. 32, 752—783.

Leydig, F. (1872): Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen (H. Laupp).

Leyhausen, P. (1965): Über die Funktion der relativen Stimmungshierarchie, dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtieren. — Z. Tierpsychol. 22, 412—494.

Lorenz, K. (1939): Vergleichende Verhaltensforschung. — Verh. D. Zool. Ges. 12, 69—102.

Mertens, R. (1946): Die Warn- und Drohreaktion der Reptilien. — Abh. senckenb. naturf. Ges. 471, 1—108.

Morris, D. (1957): "Typical Intensity" and its Relation to the Problem of Ritualisation. — Behaviour 11, 1—12.

Mortensen, Chr. C. (1887): Die Begattung der *Lacerta vivipara* Jacq. — Zool. Anz. 10, 461—464.

Tinbergen, N. (1959): Einige Gedanken über „Beschwichtigungsgebärden". — Z. Tierpsychol. 16, 651—665.

Weber, H. (1957): Vergleichende Untersuchungen des Verhaltens von Smaragdeidechsen (*Lacerta viridis*), Mauereidechsen (*L. muralis*) und Perleidechsen (*L. lepida*). — Z. Tierpsychol. 14, 448—472.

Wickler, W. (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik. In Heberer, G. (ed.): Die Evolution der Organismen. I, 420—508, 3. Aufl. Stuttgart (G. Fischer).

Anschrift des Verfassers: Dr. Bernhard Verbeek, 58 Hagen, Feldmarkweg 8.